

LICHTBEDINGTE WACHSTUMSSCHWINGUNGEN

BEI HELIANTHUS ANNUUS

Inaugural — Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig — Maximilians — Universität
zu München

vorgelegt
von
Lieselotte Hammer
aus
Dachau

Mai 1958

Berichterstatter: 1. Prof. Dr. F. Gessner
2. Prof. Dr. L. Brauner

Tag der mündlichen Prüfung 25. Juni 1958

(Aus dem Botanischen Institut der Universität München)

**Lichtbedingte Wachstumsschwingungen
bei *Helianthus annuus****

Von

Fritz Gessner und Lieselotte Hammer, München

Mit 10 Textabbildungen

(Eingegangen am 28. Juli 1958)

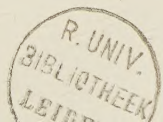
Inhaltsübersicht

	Seite
1. Einleitung	529
2. Material und Methoden	530
A. Anzucht des Untersuchungsmaterials	530
B. Versuchsanordnung	531
C. Auswertung und Sicherung	531
3. Versuchsergebnisse	532
A. Bewegung von <i>Helianthus annuus</i> -Keimlingen in der Dunkel- periode nach mehrstündiger einseitiger Belichtung	532
B. Verlauf der Krümmung bei einseitig andauernder Belichtung ..	534
C. Versuche an dekapitierten Keimlingen mit künstlicher Wuchs- stoffzufuhr	537
D. Bewegungen phototrop gekrümmter Keimlinge am Klinostaten ..	543
4. Diskussion	544
5. Zusammenfassung	548
6. Literaturverzeichnis	549

1. Einleitung

In der älteren reizphysiologischen Literatur finden sich wiederholt Angaben darüber, daß phototrop gereizte Sporangienträger von *Phycomyces* oder Keimlinge von *Avena* und *Helianthus* in der darauffolgenden Dunkelperiode rhythmische Schwingungen durchführen, durch welche sich ihre Spitzen in mehrfachem Wechsel der — vorher vorhandenen — Lichtquelle zuwenden und sich von dieser entfernen (CLARK, 1913; BRAUNER, 1922; BURCKHARDT, 1926; GRADMANN, 1926, 1927).

* Herrn Prof. Dr. W. RUHLAND zum 80. Geburtstag gewidmet.



Dieses Phänomen findet in der heutigen Forschung kaum mehr Beachtung (vgl. z. B. BÜNNING, 1953), da die Wuchsstofflehre das Interesse offenbar auf andere Fragen abgelenkt hat.

Dies ist verständlich, denn je mehr wir Einblick gewinnen in das fast unüberschaubar komplizierte Eingreifen der Wuchsstoffe in das gesamte Stoffwechselgeschehen der Zelle, um so mehr muß es entmutigen, wenn man zusätzlich zu beachten hat, daß diesem Zellgeschehen durch das Licht ein zeitlicher Rhythmus aufgezwungen wird.

Trotzdem scheint es uns nicht gerechtfertigt, das Phänomen der phototropen Schwingungen — wie bisher — unbeachtet zu lassen, zumal es bei geeigneter Versuchsanordnung durch seine großen Ausschläge überaus auffällig werden und damit für vielerlei reizphysiologische Probleme von Bedeutung sein kann.

Wenn wir uns der fesselnden Erscheinung der Wachstumsschwingungen in der vorliegenden und in folgenden Arbeiten zuwenden, um hieraus einige neue Gesichtspunkte für das pflanzliche Wachstum zu entwickeln, so soll nicht der Eindruck erweckt werden, unsere Untersuchungen seien von vornherein auf dieses Ziel eingestellt gewesen. Dieses ergab sich vielmehr erst auf dem Umweg über Beobachtungen an erwachsenen *Helianthus*-Pflanzen, über welche in einer späteren Arbeit berichtet werden soll. Erst sekundär also wendete sich unser Interesse jener älteren Literatur zu und wir versuchten, diese schon mehrere Jahrzehnte zurückliegenden Arbeiten dem heutigen Stande der Forschung entsprechend weiterzuführen. Es versteht sich dabei fast von selbst, daß sich unsere Aufmerksamkeit dabei zunächst der Beziehung zwischen Wuchsstoff und Wachstumsschwingung zuwenden mußte.

2. Material und Methoden

A. Anzucht des Untersuchungsmaterials

Die Samen wurden in Petrischalen auf feuchtem Filtrierpapier ausgelegt und 24 Stunden bei 27° im Thermostat belassen. Nach diesem Zeitraum war die Wurzelspitze schon 1—2 mm durch die Samenschale gebrochen. Die so vorbehandelten Samen kamen anschließend in Gläschen mit einem Durchmesser von 1,80 cm und einer Höhe von 4 cm, die mit gesiebter Gartenerde gefüllt waren. 4—5 Tage wuchsen die Pflanzen unter konstantem Licht-Dunkel-Wechsel von 14:10 Stunden. Die Beleuchtungsstärke der in der Lichtanlage verwendeten Leuchtstoffröhren betrug 4000 Lux, und die Pflanzen waren gleichzeitig einer annähernd konstanten Raumtemperatur von 18—20° C ausgesetzt. Zu den Versuchen wurden Pflanzen mit einer durchschnittlichen Größe von 5—7 cm 12 Stunden vor Versuchsbeginn in die Dunkelkammer gestellt.

B. Versuchsanordnung

Als Beleuchtungsquelle für die phototrope Reizung diente eine gewöhnliche 200-Watt Osramlampe. Um die Wärmestrahlung ausschalten zu können, tauchte die Glühbirne in einen mit Wasser gefüllten runden Standzylinder. Ferner befand sich in der Küvette ein spiralig gebogenes Kupferrohr, das mittels Gummischlauchen an der Wasserleitung angeschlossen wurde. Die während der Belichtung andauernde Durchströmung mit Wasser reichte zur Kühlung der Lampe aus.

In einer Entfernung von einigen Zentimetern wurden die Pflanzen im Kreis um die Lampe gestellt. Die Messung der Beleuchtungsstärke ergab mit der Langeschen Photozelle einen Wert von 7800 Lux.

Hierzu ist noch zu bemerken, daß die Hauptbelichtung die Kotle-donen sowie den obersten Bereich des Hypokotyls traf.

Die Belichtungsdauer schwankte zwischen 3 und 4 Stunden. Danach wurde das weiße Licht ausgeschaltet, und die für die anschließenden Messungen notwendigen technischen Vorbereitungen wurden unter dunklem Rotlicht ausgeführt.

Die Bestimmung der erreichten Krümmung wurde mit Hilfe der Schattenphotographie durchgeführt.

Eine Serie von sieben annähernd gleich stark gekrümmten *Helianthus*-Keimlingen wurde zu diesem Zweck in kleine Holzklötze gestellt und diese direkt vor einer Glasscheibe angeordnet. Mit Hilfe einer Klammer wurde der Glasscheibe ein Blatt Labaphotpapier auf der anderen Seite ange-drückt und dieses aus einer Entfernung von 2 m mit einer 15-Watt-Osram-Glühbirne belichtet. Damit das Licht möglichst parallel auf das Photopapier auftreffe, war die Lampe in einen 1,50 m langen Licht-schacht aus Pappkarton eingebaut.

Die Keimlinge erzeugten auf dem lichtempfindlichen Papier einen scharf umgrenzten Schatten, der die Grundlage für alle weiteren Bestimmungen der lichtinduzierten Bewegungen bildete.

Natürlich konnten auf diese Weise nur jene Bewegungen verfolgt werden, die sich in einer Fläche senkrecht zu den Lichtstrahlen abspielten, da im Schattenbild ja nur ihre Projektion festgehalten werden konnte.

Es zeigte sich jedoch, daß die Bewegungen tatsächlich auch in dieser Ebene verliefen und elliptische Bahnen kaum zu beobachten waren.

Das kurze Aufleuchten der schwachen Glühbirne zur Herstellung der Schattenbilder bedeutete keine zusätzliche phototrope Reizung, welche das Ergebnis der 3—4stündigen starken Belichtung hätte beeinflussen können.

C. Auswertung und Sicherung

Nach dem Entwickeln und Fixieren der Aufnahmen wurde zu einem späteren Zeitpunkt die Auswertung der Ergebnisse vorgenommen. Zur

Bestimmung der Krümmung wurde durch die Medianebene der gekrümmten oberen Zone eine Linie gelegt, die sich mit einer basal mitphotographierten Bezugslinie schneidet (eingeleger Glasfaden, Rand des Holzständers). Im Schnittpunkt dieser beiden Linien wurde dann das Lot errichtet und die Abweichung von der gedachten Vertikalachse zur Lichtquelle hin in $+$ Winkelgraden gemessen. Die während der Dunkelphase einsetzenden Bewegungen führen dazu, daß die Pflanze bei der Aufrichtung über die vertikale Achse hinausgekrümmt wird; diese Werte finden sich in den graphischen Darstellungen als — Winkelgrade wieder. Die Anzahl der Versuchspflanzen betrug zumeist 56.

Nach Ermittlung des Durchschnittswertes — arithmetisches Mittel — für die Ergebnisse der einzelnen Versuche wurde auch noch der mittlere Fehler berechnet und sein Bereich in die Kurven eingezeichnet.

3. Versuchsergebnisse

A. Bewegung von *Helianthus annuus*-Keimlingen in der Dunkelperiode nach mehrstündiger einseitiger Belichtung

Es wurde die Aufkrümmung im Dunkeln der der Lichtquelle zugeneigten Keimlinge unter verschiedenen Temperaturbedingungen beobachtet.

Ein Vergleich der in Abb. 1 und Abb. 2 dargestellten Kurven zeigt die deutliche Temperaturabhängigkeit der Bewegung der Keimlinge.

Bei einer Temperatur von 24°C schwingen die Pflanzen erheblich schneller als bei 16°C . Schon in den ersten 30 Minuten nach der Belichtung haben sich die Pflanzen bei höherer Temperatur aus dem positiven Bereich in den negativen Sektor gekrümmt. Die Zeit für den selben Bewegungsablauf bei niedriger Temperatur beträgt 90 Minuten, also das Dreifache. Aus der negativen Krümmung richteten sich die phototropisch induzierten *Helianthus*-Pflanzen wieder in die Vertikale auf, um sich dann erneut in die Richtung der ehemaligen Lichtquelle zu krümmen. Man ist zunächst geneigt, die phototropen Schwingungen mit den Bewegungen eines Pendels zu vergleichen, doch ein Blick auf die Kurven zeigt, daß ein solcher Vergleich einen wesentlichen Unterschied unbeachtet ließe. Die Bewegungen, welche die Keimlinge ausführen, sind nämlich keine Sinusschwingungen, da die positive Phase bei weitem größer im Ausschlag und länger in der Dauer ist.

Dies ist offenbar ein recht allgemeines Kennzeichen solcher Oszillationen, denn die von BURCKHARDT an *Avena*-Keimlingen aufgefundenen Schwingungen zeigen ebenfalls eine starke positive und eine schwache negative Phase.

Nun könnte eingewendet werden, daß die Frage, ob es sich um eine Sinusschwingung handle oder nicht, von der Lage der Null-Achse abhängt. Würde als solche nicht — wie in unseren Kurven — die Vertikal-

stellung genommen, sondern ein Neigungswinkel von zirka $+15^\circ$, dann entspricht dies eher einer Mittellage, von der nach beiden Seiten etwa gleichmäßige Abweichungen eintreten. Nun zeigt aber Abb. 2, daß wir auch in diesem Falle keine Sinuskurve erhalten, da dem breiteren posi-

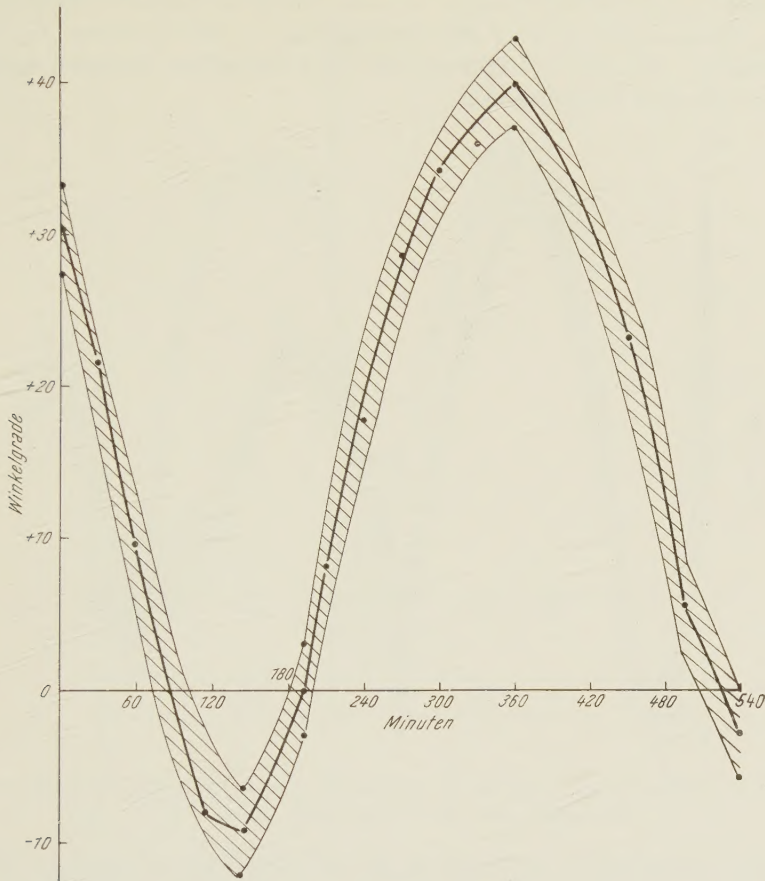


Abb. 1. Lichtbedingte Wachstumsschwingungen gekrümmter Keimlinge von *Helianthus annuus* nach 4stündiger Vorbelichtung mit 7800 Lux bei $16^\circ\text{C} \pm 2^\circ\text{C}$. Anzahl der Versuchspflanzen bei diesem und den folgenden Versuchen 56

tiven Maximum eine haarscharfe negative Spitze gegenübersteht. Im negativen Maximum verweilt die Pflanze also nur ganz kurze Zeit und nur bei kurzfristigen Untersuchungen ist dieses überhaupt erkennbar.

Die Abstände der positiven Schwingungsmaxima sind ebenso wie die der negativen Maxima unter konstanten Temperaturbedingungen gleich.

Mit Ausnahme des ersten positiven Maximums verringern sich die absoluten Werte sowohl der positiven wie auch der negativen Ausschläge. Vergleicht man den Ablauf der Dunkelschwingungen unter verschiedener Temperatur, so zeigt sich, daß innerhalb von 9 Stunden — gerechnet vom Zeitpunkt der Verdunkelung an — unter erhöhten Temperaturbedingungen Pflanzen dreimal über die Vertikalachse in den negativen Bereich „pendeln“, während die Pflanzen bei 16° C im selben Zeitraum gerade das zweite Mal überschwingen.

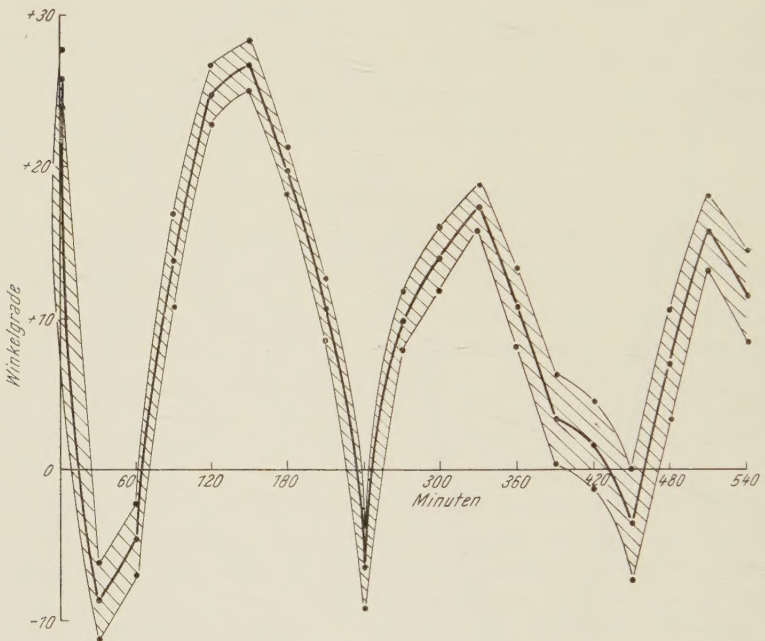


Abb. 2. Versuch wie in Abb. 1 dargestellt, nur betrug die Vorbelichtung 3 Stunden und die Temperatur $24^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$

Wie schon kurz angedeutet, liegt das erste Dunkelmaximum meist etwas — bei 16°C sogar erheblich — höher als der Ausgangsmittelwert. Es ist deshalb die Frage zu beantworten, ob das Maximum nicht schon in der vorangegangenen Lichtphase erreicht war. Es wurde daher untersucht, ob die Krümmung zum Licht während der Vorbelichtung kontinuierlich verläuft oder ob vielleicht schon während der andauernden einseitigen Belichtung Schwingungen auftreten.

B. Verlauf der Krümmung bei einseitig andauernder Belichtung (Abb. 3)

Je zweimal sieben Pflanzen wurden während einer dreistündigen Belichtungszeit beobachtet.

Die Pflanzen mußten für jede Messung kurz von der Lichtquelle weg und vor den Photoschirm gestellt werden. Für die Dauer der Messung wurde das Licht jeweils einige Minuten ausgeschaltet. Die Deckung der an den Gläschen angebrachten Tuschemarkierungen mit Hilfslinien so-

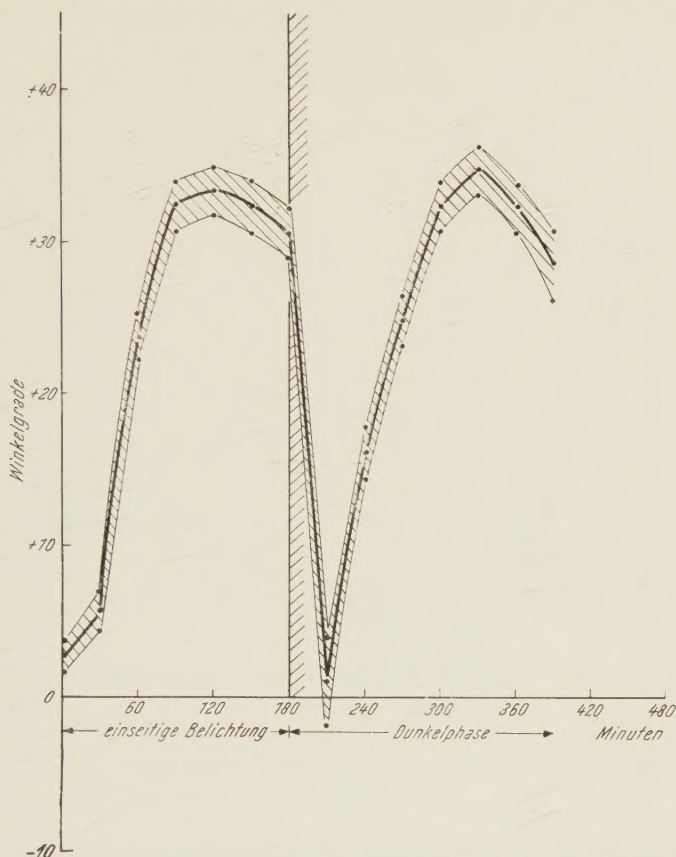


Abb. 3. Krümmungsverlauf einseitig beleuchteter *Helianthus*-Keimlinge (7800 Lux, 24° C) während der Beleuchtung und in der anschließenden Dunkelphase

wohl vor der Belichtungsquelle wie auch an den Holzblöckchen garantierte, daß die Pflanzen stets wieder denselben Standpunkt einnahmen.

Das Umstellen von Belichtungsstandort zu Messungsort erfolgte ziemlich rasch, die dadurch erzwungene Unterbrechung in der Belichtung dauerte höchstens 2—3 Minuten.

Vor der Belichtung wurden die Pflanzen photographisch gemessen und die Errechnung des Mittelwertes ergab, daß die Pflanzen durchschnittlich + 2° gekrümmt waren.

Während der dreistündigen Belichtung mit 7800 Lux krümmten sich die Keimlinge langsam zum Lichte hin, doch bereits nach 150 Minuten — also noch während der Belichtung — kam es zu einer geringfügigen Rückbewegung. Diese ist nicht überraschend, da wir wissen, daß mit zunehmender Reizmenge die positive in die negative Krümmung umschlagen

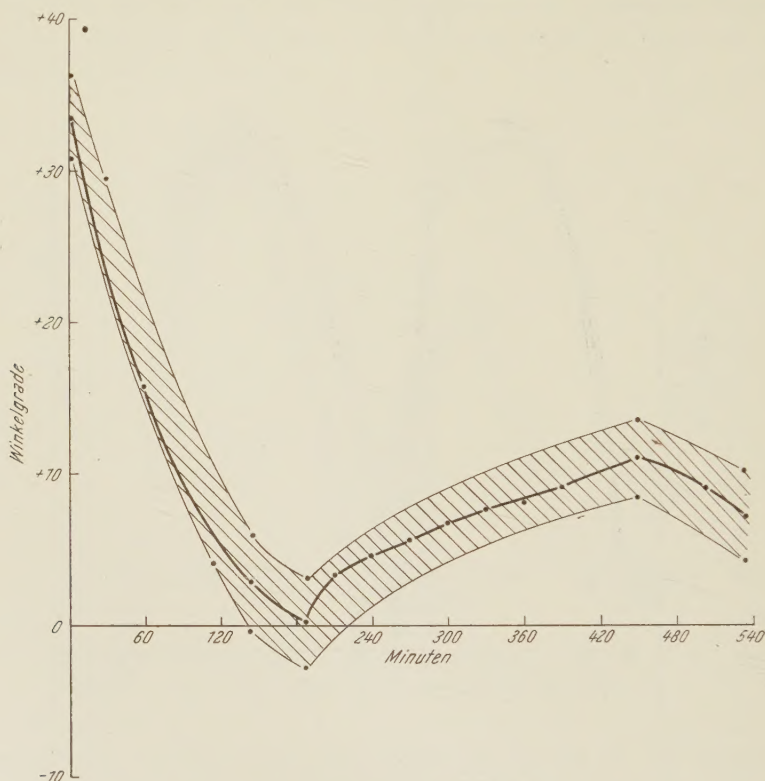


Abb. 4. Wachstumsschwingungen von *Helianthus*-Keimlingen nach 4stündiger Vorbelichtung (7800 Lux, 16° C) und darauffolgender Dekapitation in der Dunkelphase. Statt der Spitze Lanolin $\times$ dest. H_2O

kann. Beim Abschalten des Lichtes tritt eine rapide Aufwärtskrümmung bis zur Vertikallage ein. Ein Überkrümmen über diese hinaus wurde in dieser Versuchsserie nicht beobachtet, doch darf vermutet werden, daß das negative Maximum vielleicht so rasch durchlaufen wurde, daß es nicht erfaßt werden konnte. Etwa 140 Minuten nach Abschalten des Lichtes waren die Keimlinge wiederum in Richtung auf die — vorher vorhandene — Lichtquelle gewendet, und zwar sogar etwas stärker als bei der ersten Krümmung.

Die statistische Sicherung unseres Materials gestattet auch die Auswertung kleinerer Unterschiede. Daher darf auch die verschiedene Breite des ersten Lichtmaximums und des ersten Dunkelmaximums als signifikant angesehen werden. In der Lichtphase erfolgt also die Umstimmung von der positiven in die negative Bewegungsphase viel langsamer als in der Dunkelphase. Hier wirkt das Licht ja nicht mehr direkt, sondern gewissermaßen nur mehr als „Erinnerungsbild“.

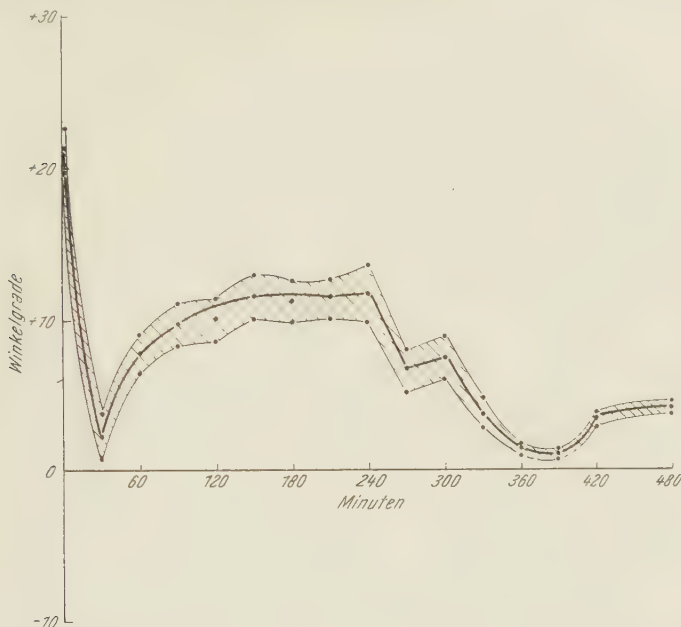


Abb. 5. Wie in Abb. 4, jedoch bei 24° C Temperatur und 3ständiger Vorbelichtung

C. Versuche an dekapitierten Keimlingen mit künstlicher Wuchsstoffzufuhr (Abb. 3—9)

Für die weitere Analyse des soeben beschriebenen Schwingungsphänomens war es notwendig, zu erkennen, welche Bedeutung hierbei der Wuchsstoff hat. Solche Untersuchungen wurden bisher nicht durchgeführt, da sich zur Zeit, da diese Oszillationen die Aufmerksamkeit der Wachstumsphysiologen erregten, die Wuchsstofflehre noch im ersten Stadium ihrer Entwicklung befand.

Für die im nachfolgenden zu besprechenden Versuche wurden die Pflanzen folgendermaßen vorbehandelt. In der beschriebenen Weise wurden *Helianthus*-Keimlinge angezogen und für eine 12 Stunden dauernde

Dunkelperiode in die Dunkelkammer gestellt. Nach dieser Zeitspanne wurde bei tiefer Temperatur 4 und bei erhöhter Temperatur 3 Stunden einseitig belichtet. Den dem Licht positiv zugewendeten Hypokotylen wurden mit der Rasierklinge die Kotyledonen entfernt und die Spitzen der gekrümmten Hypokotyle mit verschiedenen Lanolinpasten versehen.

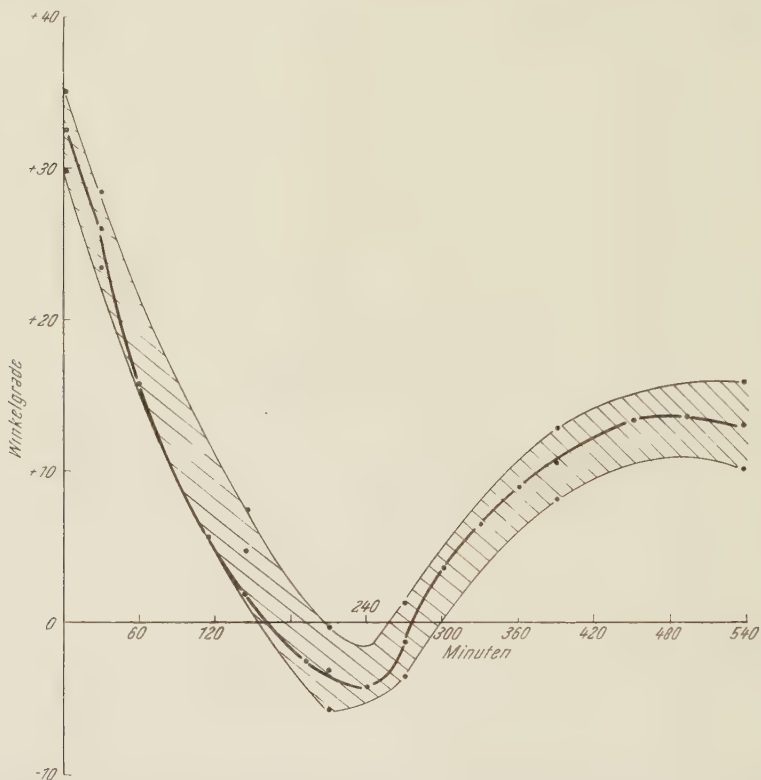


Abb. 6. Wie in Abb. 4 und 5, (16°C), jedoch Lanolin $\times 10^{-4}$ mol IES

Man muß sich darüber klar sein, daß die Entfernung von Plumula und Kotyledonen einen schweren Eingriff in das Korrelationsgefüge eines Keimlings darstellt. Es wird hierdurch ja nicht nur das Bildungs- und Aktivierungszentrum des Wuchsstoffes entfernt, auch die Versorgung mit Assimilaten aus den Kotyledonen ist entscheidend gestört. Schließlich darf nicht vergessen werden, daß nach dem Dekapitieren die Durchströmung der Wachstumszone mit Wasser und den darin gelösten Mineralsalzen fast völlig zum Stillstand kommt. Im kurzfristigen Versuch, der nur die erste Lichtkrümmung berücksichtigt, dürften diese Korrelationen kaum von ausschlaggebender Bedeutung sein, wohl aber in solchen, welche während mehrerer Tage die lichtinduzierten Schwingungen verfolgt. Es ist geplant, in weiteren Experimenten durch

Lanolinüberzug den Gaswechsel (CO_2 , O_2 , H_2O) der Kotyledonen lahmzulegen um hierdurch die Bedeutung der Kotyledonen für die Wachstumsschwingungen genauer zu analysieren.

Wir wissen vorläufig nicht, wie lange sich die Schwingungen im Dunkeln erhalten und GRADMANN'S Behauptung (1927, S. 353), sie blieben dauernd erhalten und steigerten sich sogar noch, scheint zweifelhaft. Jedenfalls aber setzen sie sich lange genug fort um zu einem — wie wir glauben — völlig neuen Indikator für stoffwechselphysiologische Korrelationsbeziehungen zu werden.

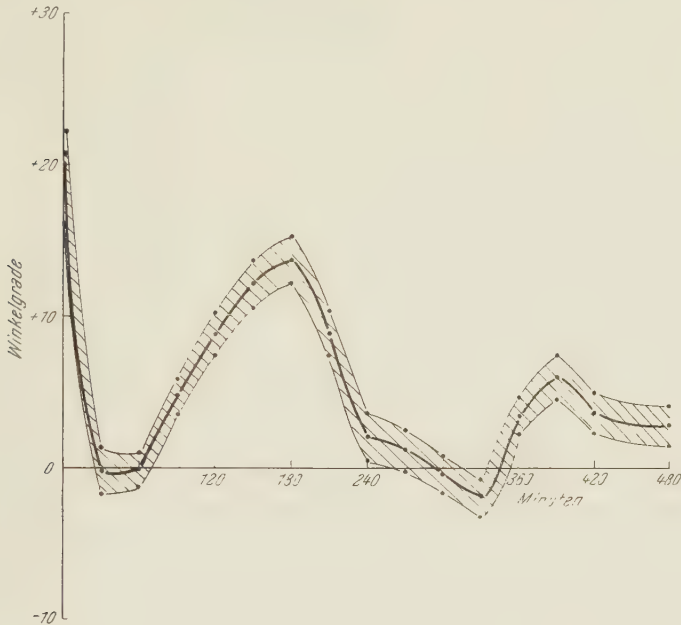


Abb. 7. Wie in Abb. 6, Temperatur jedoch 24°C

Für die Lanolinwuchsstoffpasten wurden von einer 10^{-4} molaren K-Salzlösung der Indolylessigsäure entsprechende Verdünnungskonzentrationen hergestellt. Es wurde deshalb das K-Salz der IES verwendet, weil sich die reine IES nur sehr schwer auflöst. Die Stammlösung war nicht älter als 3 Wochen und wurde im Dunkeln im Kühlschrank bei $+5^{\circ}\text{C}$ aufbewahrt. Die Wuchsstoffpasten, wie auch die Lanolinpasten mit reinem dest. Wasser wurden täglich vor jedem Versuch neu hergestellt. Es wurde auf 1 g Lanolin 1 cm^3 Lösung gegeben und ~ 10 Minuten lang bei leichtem Anwärmen verrieben. Ein leichtes Erwärmen der Pasten mittels des Astronheißlüfters, der sich zur Temperatureinregelung in der Dunkelkammer befand, erlaubte es, die Spitze gleichmäßig bestreichen zu können.

Es wurden folgende Versuchsserien angesetzt:

1. Dekapitierte *Helianthus annuus*-Hypokotyle +
+ Lanolin $\times 10^{-4}$ mol IES bei 24° C
2. Dekapitierte *Helianthus annuus*-Hypokotyle +
+ Lanolin $\times 10^{-4}$ mol IES bei 16° C
3. Dekapitierte *Helianthus annuus*-Hypokotyle +
+ Lanolin $\times 10^{-6}$ mol IES bei 24° C
4. Dekapitierte *Helianthus annuus*-Hypokotyle +
+ Lanolin $\times 10^{-8}$ mol IES bei 24° C
5. Dekapitierte *Helianthus annuus*-Hypokotyle +
+ Lanolin $\times \text{H}_2\text{O}$ dest. bei 24° C
6. Dekapitierte *Helianthus annuus*-Hypokotyle +
+ Lanolin $\times \text{H}_2\text{O}$ dest. bei 16° C

Versuche mit Lanolin mit dest. Wasser (Abb. 4, 5).

Die erste Phase der Bewegung ist dieselbe wie sie bei normalen Pflanzen auftritt. Die Pflanzen gehen aus der gekrümmten Lage in die Vertikalstellung; dabei werden die Hypokotyle nicht oder nur mehr sehr schwach in den Minusbereich hinübergekrümmt, sofern die Belichtung in der tieferen Temperatur (16° C) vorgenommen wurde. Bei einer Temperatur von 24° C bewegen sich die Pflanzen schneller zur Vertikallage, ohne diese ganz zu erreichen. Trotz der fehlenden Kotyledonen führen die Hypokotyle in den nachfolgenden Dunkelstunden noch weitere Bewegungen in Richtung auf die ehemalige Belichtungsquelle aus, die Bewegungskurve unterscheidet sich aber gegenüber der Normalkurve in zwei Punkten wesentlich. Einmal ist der Ablauf der Bewegung zeitlich langsamer, und zum zweiten wird der Ausgangskrümmungswert nie mehr erreicht. Eine stärkere Krümmung zur ehemaligen Lichtquelle hin, wie sie bei den Normalpflanzen in allen Fällen beobachtet werden konnte, stellte sich niemals mehr ein.

Versuche mit Lanolin mit IES verschiedener Konzentration (Abb. 6—9).

Auch bei diesen Versuchen wird der erste Bewegungsablauf zurück in die Vertikalstellung beibehalten. Bei einer Konzentration von 10^{-4} und 10^{-6} „pendeln“ die Pflanzen normal in den Minusbereich über.

Der zeitliche Ablauf der Bewegung ist bei einer Konzentration von 10^{-4} zunächst gleich dem normaler Pflanzen. Schon die Wiederaufkrümmung aber zeigt deutlich die Beeinflussung durch das Dekapitieren und die damit bedingte „künstliche Pflanzenspitze“. Während die Normalpflanzen nach 150 Minuten in der Dunkelphase die erste positive Krümmung durchgeführt haben, erreichen die Pflanzen mit 10^{-4} IES erst nach 180 Minuten eine Krümmung in den positiven Bereich, die aber nur mehr zu Winkelgraden führt, welche die Hälfte der Ausgangswerte betragen.

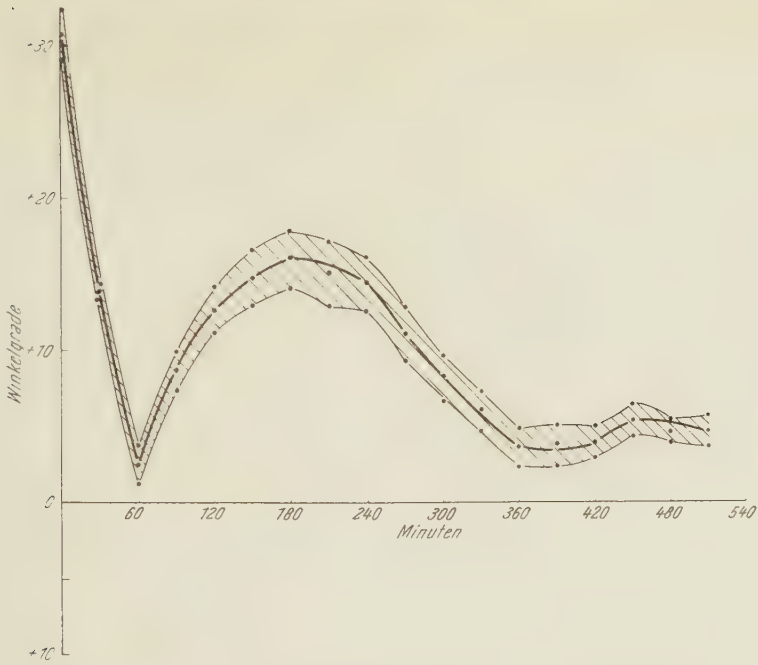


Abb. 8. Wie in Abb. 7, jedoch Lanolin $\times 10^{-6}$ mol IES

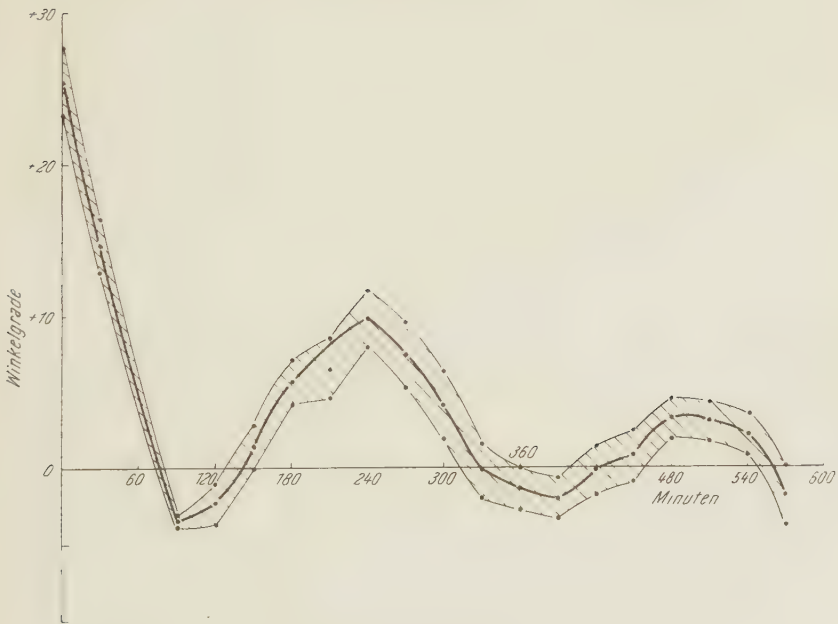


Abb. 9. Wie in Abb. 8, jedoch Lanolin $\times 10^{-8}$ mol IES

Der Effekt der zeitlichen Verschiebung der Schwingungsmaxima bzw. -minima durch die Beeinflussung der künstlichen Wuchsstoffzufuhr wird bei den Konzentrationen von 10^{-6} und 10^{-8} IES noch deutlicher. Während bei einer Konzentration von 10^{-6} der Verlauf der Schwingung noch deutlich Maxima und Minima erkennen läßt, zeigt der Versuch mit einer Konzentration von 10^{-8} , daß diese künstliche Wuchsstoffzufuhr zu gering ist, um den Bewegungsablauf noch zu gewährleisten.

Welches sind die Schlußfolgerungen, welche sich aus den soeben beschriebenen Wuchsstoffversuchen ziehen lassen?

Wir wissen, daß der Wuchsstoff bei der phototropen Krümmung in mannigfacher Weise beteiligt ist: er kann durch das Licht zerstört bzw. inaktiviert werden, er kann aus der belichteten in die lichtabgewandte Seite verschoben werden („Went-Effekt“), und schließlich darf wohl auch damit gerechnet werden, daß die Empfindlichkeit der Zellen gegenüber dem Wuchsstoff durch das Licht beeinflußt werde. Jedenfalls also treten durch die Lichtwirkung im Gewebe Änderungen auf, welche zu einer Polarisierung zwischen der Licht- und Schattenseite führen.

Die Folge dieser Polarisierung ist ein unterschiedliches Wachstum der Schatten- und Lichtflanke, und dies wiederum ist eine der wichtigsten Ursachen für die phototrope Krümmung.

Was geschieht nun, wenn ein einseitig belichtetes Hypokotyl dekapitiert und hernach dunkel gestellt wird? Dekapitation bewirkt Wuchsstoffentzug, dieser aber führt zum Abklingen des Wachstums und zum Abebben der Schwingungen, wie dies in Abb. 4 und 5 erkennbar ist.

Wenn nun aber nach Belichtung und Dekapitation künstlich Wuchsstoff hinzugefügt wird, sind zwei Möglichkeiten denkbar:

1. Sind die Wachstumsschwingungen unmittelbare Folgen eines verschiedenen und sich rhythmisch ändernden Wuchsstoffangebotes, so müßten sie alsbald zum Stillstand kommen, da durch die künstliche Auxinzufuhr die Möglichkeit zu einer gleichmäßigen Versorgung gegeben ist.

2. Sind die Wachstumsschwingungen jedoch Folgen einer von den Wuchsstoffmengen nicht direkt abhängigen Polarisierung, so ist zu erwarten, daß sie trotz gleichmäßiger Auxinversorgung bestehen bleiben.

Wie uns die Kurven zeigen, scheint der zweite Fall realisiert, denn selbst nach mehrstündiger, gleichmäßiger Wuchsstoffversorgung bleiben die Schwingungen erhalten, wenngleich in viel geringerem Ausmaß als in unverletzten Pflanzen.

Es ist geplant, in weiteren Versuchen zu prüfen, wie die Schwingungen verlaufen, wenn während der Belichtung für eine allseits gleichmäßige Zuleitung von Wuchsstoff aus einem verdunkelten Depot gesorgt ist.

Unsere bisherigen Betrachtungen stellen insofern eine unzulässige Vereinfachung dar, als nicht berücksichtigt wurde, daß ein sich zur Lichtquelle hinkrümmendes Organ gleichzeitig in eine geotrope Reizlage gerät.

Es soll hier nicht auf das Zusammenspiel von geotropen und phototropen Reizen — bei dem sich zumeist die letzten als die stärkeren erweisen — eingegangen werden, sondern nur die Frage behandelt werden, welche Bedeutung der Schwerkraft für unsere Wachstumsschwingungen zukommt.

D. Bewegungen phototrop gekrümmter *Helianthus*-Keimlinge am Klinostaten

Die Pflanzen wurden nach der 12stündigen Verdunkelung 3 Stunden bei 24° C vorbelichtet und im gekrümmten Zustand auf den Klinostat

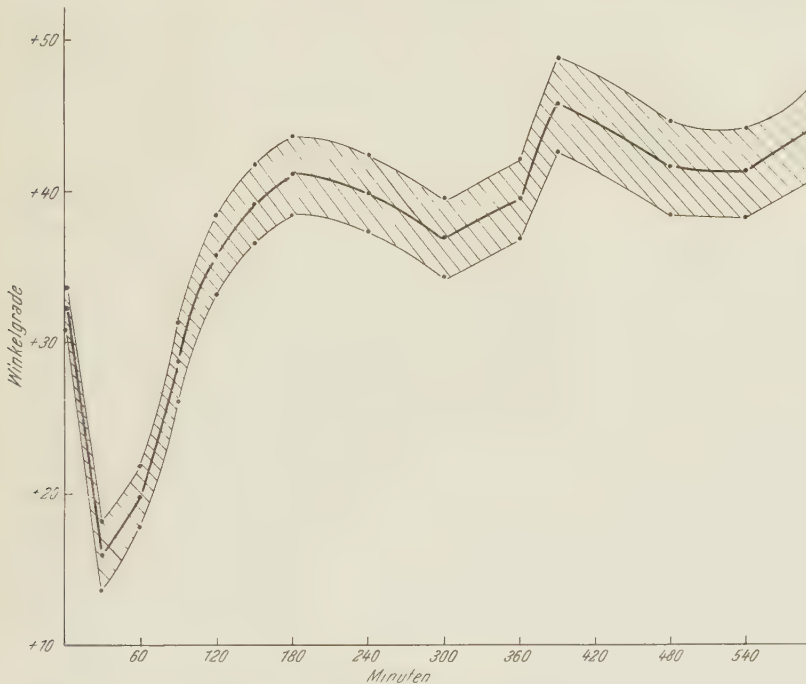


Abb. 10. Wachstumsschwingungen von *Helianthus*-Keimlingen am Klinostaten nach 3stündiger Vorbelichtung (7800 Lux, 24° C), Umdrehungszeit 45 Sekunden

gebracht. Für eine Umdrehung benötigte dieser 45 Sekunden. Die Messung mit Hilfe der photographischen Schattenmethode wurde so vorgenommen, daß die Pflanzen am Klinostat verblieben und für jede Messung die Rotation kurz unterbrochen wurde. Die Unterbrechung dauerte jeweils nicht länger als 2 Minuten.

Die in Abb. 10 wiedergegebene Kurve läßt erkennen, daß die Rückbewegung in die Vertikalstellung zwar angestrebt wird, eine Vertikal-

aufrichtung mit „Überpendeln“ in den Minusbereich aber unterbleibt. Ein Vergleich der beiden in Abb. 1 und Abb. 10 dargestellten Kurven zeigt daß der zeitliche Bewegungsrhythmus auch bei Pflanzen am Klinostat erhalten bleibt, eine Schwingung, wie sie bei den bisher besprochenen Versuchen auftrat, unterbleibt jedoch völlig. Vielmehr nehmen die Neigungswinkel in Richtung der ehemaligen Lichtquelle nach der anfänglichen geringen Rückbewegung sehr stark zu. Inwieweit die geotrope Reizung während der Belichtung dafür verantwortlich gemacht werden kann, ist nicht aus diesem Versuch abzuleiten.

Jedenfalls zeigt sich, daß die Schwerkraft in der Dunkelphase von entscheidender Bedeutung für die Schwingungen ist, da sich Keimlinge am Klinostat völlig anders verhalten als in Normallage.

Es ist leicht einzusehen, daß das Zusammenspiel von Licht und Schwerkraft die Analyse der Krümmungsschwingungen so erschwert, daß es kaum aussichtsreich ist, auf diesem Wege weiterzukommen. Auf diesen Punkt wird im folgenden Abschnitt näher einzugehen sein.

4. Diskussion

Für die Erforschung des pflanzlichen Wachstums in seiner Beziehung zu den Außenfaktoren waren die Jahre 1914 und 1915 von ausschlaggebender Bedeutung. An Sporangienträgern von *Phycomyces* sowie an den Hypokotylen von *Helianthus* untersuchte BLAAUW die Wirkung des Lichtes bei allseitig gleichmäßigem Einfall auf die Wachstumsgeschwindigkeit. Wir beziehen uns hierzu lediglich auf jene Versuche, in welchen kurzfristige Belichtungen bei verschiedenen Beleuchtungsstärken durchgeführt worden waren. Beim *Helianthus*-Hypokotyl stieß BLAAUW insofern auf Schwierigkeiten, als die starken Nutationen genaue Wachstumsmessungen unmöglich machten. Durch einen Kunstgriff jedoch gelang es ihm, diese Nutationen auszuschalten, indem er nämlich die Hypokotyle in ihrer normalen Vertikallage aufhängte, wobei das Gefäß, in dem die Pflanzen wurzelten, als Gewicht wirkte und so für das Gestrecktbleiben der Hypokotyle sorgte. Werden auf diese Weise nach 4seitiger kurzfristiger Belichtung die Wachstumsraten gemessen, so ergibt sich nach BLAAUW hierbei eine rhythmische Schwankung, welche in folgender Tabelle durch einige Zahlen wiedergegeben sei:

Anfang der Reaktion	Erstes Minimum	Erstes Maximum	Zweites Minimum	Normal
nach 2—3 Min.	nach 15—20 Min.	nach 32—37 Min.	nach 46—55 Min.	nach 66—108 Min.

Die Nachwirkung auf die kurzfristige Belichtung besteht also in einer Schwingung der Wachstumsrate. Diese Wachstumsschwankungen er-

scheinen auf den ersten Blick paradox, sie gliedern sich jedoch harmonisch in die allgemeinen Reaktionsformen des Lebens ein, sofern wir dieses als offenes System auffassen.

Nach Vorstellungen, wie sie vor allem durch BURTON (1939) und VON BERTALANFFY in zahlreichen Arbeiten (z. B. 1953) begründet worden sind, haben wir die Organismen als „offene Systeme“ zu betrachten, d. h. als solche, durch welche nicht nur ein Strom von Energie, sondern auch ein solcher von Materie fließt.

Ist dieses Bild beim tierischen Organismus mit seiner Aufnahme und Abgabe von Stoffen ohne weiteres verständlich, so bedarf dies bei Pflanzen, deren äußere Abscheidungen nur aus Wasserdampf und CO_2 bestehen, der näheren Begründung. Unzweifelhaft ist aber zumindest die wachsende Pflanze ebenfalls ein offenes System, denn ein solches ist ja keineswegs nur durch eine äußere Stoffausscheidung charakterisiert, welche eine Stoffaufnahme kompensiert. Wenn beim Wachstum Wuchsstoffe verbraucht werden, wenn Baustoffe in die inaktive Form der Zellulose übergehen, verlassen sie ebenso das reaktionsfähige System, wie die Abscheidungen des tierischen Organismus.

Wie thermodynamisch begründet wurde, ist die Erhaltung oder Wiederherstellung eines Gleichgewichtes — oder besser „Fließgleichgewichtes“ — eines der charakteristischen Merkmale offener Systeme. Dies wird dadurch erreicht, daß zahlreiche Prozesse mit ihren spezifischen Konstanten der Reaktionsgeschwindigkeiten zusammengeschaltet sind. Kommt es unter dem Einfluß geänderter Außenbedingungen zu einer Störung dieses Gleichgewichtes — etwa durch erhöhte oder verminderte Zufuhr eines Bau- oder Wirkstoffes —, so treten Gegenreaktionen auf den Plan. Nun wohnt diesen aber eine gewisse Trägheit inne, d. h. sie kommen beim Erreichen des Gleichgewichtes nicht sofort zum Stillstand, schwingen weiter und verschieben das Gleichgewicht nach der anderen Seite.

Dies ist eine ganz allgemeine Reaktionsnorm des Lebendigen und wird vielfach als „overshoot“ („über das Ziel hinausschießen“) bezeichnet. Unzweifelhaft können wir auch die Schwingungen, welche sich bei der BLAAUW-schen Lichtwachstumsreaktion ergeben, als „overshoot“ beschreiben.

Dabei kann auch ein mehrfaches Überspringen, also ein wiederholtes „overshoot“, thermodynamisch erklärt werden: „Je komplexer ein System ist, desto komplexere Übergangskurven können erhalten werden. So kann z. B. bei zwei aufeinanderfolgenden reversiblen Reaktionen ‚overshoot‘ öfter als einmal eintreten, bevor das neue Gleichgewicht asymptotisch erreicht wird, in solche Systeme können sich jedoch Oszillationen auch nicht unbegrenzt fortsetzen. Da viele physiologische Prozesse einem geregelten Rhythmus gehorchen, sind fortgesetzte Oszillationen von besonderem Interesse.“ (BRAY und WHITE, 1957, S. 176, Original englisch.)

Die hier gemäß den modernen Vorstellungen von offenen Systemen dargelegten Auffassungen sind keineswegs neu. Das „overshoot“ war bereits PFEFFER bekannt, der 1897 (S. 572) schreibt: „Bei einem schnellen Wechsel der Außenbedingungen dürfte die Atmung analog wie bei der Selbstregulation in Maschinen und Apparaten nicht nur nachhinken, sondern öfters vor dem definitiven Übergang in die neue Gleichgewichtslage eine gewisse transitorische Überregulation erfahren. Eine solche wird übrigens im gleichen Sinne zuweilen in Wachstums- und Bewegungsvorgängen bemerklich.“

1921 untersuchte — angeregt durch die BLAAUWSche Entdeckung der Lichtwachstumsreaktion — WALTER das Wachstum von *Phycomyces*-Sporangienträgern nach Änderung der Luftfeuchtigkeit und kam zur Auffassung, daß bei einem plötzlichen Reiz die Pflanze nicht direkt ins neue Gleichgewicht übergeht, sondern Übergangsreaktionen aufweist, welche durch Schwingungen der Wachstumsrate gekennzeichnet sind. Wir sind überrascht, festzustellen, daß dieses „overshoot“ schon damals WALTER direkt zu der Vorstellung führt, die Pflanze sei ein im „strömenden Gleichgewicht“ befindliches offenes System:

„Eine Kette von solchen strömenden Gleichgewichten werden die Wachstumsvorgänge sein. Vom Myzel aus werden dem Sporangienträger Zucker und andere Stoffe zugeführt, diese werden schließlich in Form von fester Zellmembran aus der Reaktion ausgeschieden.“ (1921, S. 700).

Während sich also in der modernen Forschung das „overshoot“ als Folge der Tatsache ergibt, daß Lebewesen offene Systeme darstellen, sehen wir, daß WALTER schon vor fast vier Jahrzehnten aus dem „overshoot“ (dieser Ausdruck wird von ihm natürlich noch nicht gebraucht) das offene System der Organismen und ihr „strömendes Gleichgewicht“ ableitet.

Die Vorstellungen WALTERS wurden in umfangreichen theoretischen Betrachtungen GRADMANNS (1930) weitergeführt, auf die hier zur Erklärung der Wachstumsschwingungen verwiesen sei.

WALTERS und GRADMANNS Gedankengänge haben zunächst rein formale Bedeutung, da es offenbleibt, welche Zustände bzw. Vorgänge mit den Symbolen A, B, C, D usw. gemeint sein könnten; aber auch bereits auf dieser formalen Ebene ergeben sich zwischen beiden Forschern gewisse Differenzen. Während WALTER glaubt, die Wachstumsschwingungen aus der Wirkung antagonistischer Faktoren (Abhängigkeit des Wachstums von der Baustofflieferung einerseits, von der Energielieferung durch Atmungsvorträge andererseits) erklären zu können, sieht GRADMANN das wirksame Prinzip in der Trägheit der Einzelvorgänge, welche ein Pendeln um eine Gleichgewichtslage hervorruft.

Solange wir uns nur im Bereiche der Symbole bewegen, hat es wenig Sinn, durch solche theoretische Vorstellungen „a priori“ eine Entscheidung vorwegnehmen zu wollen, die lediglich das Experiment liefern könnte.

Bereits 1927 hatte GRADMANN richtig erkannt, daß die Wachstumsschwingungen nicht mit den Schwankungen verglichen werden können, die ein elastisch gekrümmter Stab — also ein geschlossenes System — nach dem Loslassen um seine Ruhelage vollführt. „Während dem Stab die Energie für die Bewegung eben durch die erste Krümmung gegeben wird und sich allmählich durch Reibung verzehrt, bildet bei der Pflanze die Krümmung nur den Anlaß, die Auslösung für einen Wachstumsvorgang, dessen Energiequellen ganz wo anders liegen. Zwischen der Größe der ursprünglichen Krümmung und der aus ihr entspringenden Gegenkrümmung herrscht keine unmittelbare Beziehung, und es wäre völlig grundlos, etwa anzunehmen, daß die Gegenkrümmung stets kleiner sein müsse als die ursprüngliche Krümmung.“ (S. 340.)

Eine physikalische Pendelbewegung ist infolgedessen ein unzutreffendes Bild für unser Phänomen. Am schwingenden Pendel ändert sich materiell nichts, ein Pflanzenorgan dagegen schwingt nur solange es wächst, d. h. Stoffe aufnimmt (bzw. Reserven mobilisiert), umbaut und in den Zellwänden abscheidet, also als „offenes System“ reagiert.

Unsere Vorstellungen über die „Mechanik des Streckungswachstums“ haben sich in den letzten 10—15 Jahren in unerwarteter Weise kompliziert. Während man früher mitunter glaubte, der Wuchsstoff erhöhe die plastische Dehnbarkeit der Zellwand und diese dehne sich unter dem Einfluß des Turgordruckes, wissen wir heute gerade aus der engen Beziehung des Wachstums zur Atmung, daß in wachsenden Zellen zahlreiche unabhängig von einander verlaufende, doch miteinander verzahnte Reaktionsketten bestehen, ohne daß wir heute bereits die kausale Aufeinanderfolge der einzelnen Zustände zu erkennen vermögen. Nur das Anfangsglied, den Auslösefaktor für diese Reaktionsketten, kennen wir ein wenig und beschreiben seine Wirkung, indem wir ihn „Wuchsstoff“ nennen.

Wir wissen heute, daß sich die phototrope Krümmung zum Teil aus der BLAAUWSchen Lichtwachstumsreaktion erklären läßt, wenngleich nicht völlig in quantitativem Sinne, da bei einseitiger Beleuchtung auch andere Vorgänge (etwa seitliche Wuchsstoffverschiebungen) beteiligt sind. Ist aber eine Beziehung zwischen Lichtwachstumsreaktion und phototroper Krümmung vorhanden, „dann muß man erwarten, daß sich nicht nur die Hauptausschläge des Wachstums, sondern auch die nachfolgenden Wellenbewegungen im Krümmungsverlauf widerspiegeln“ (GRADMANN, 1930, S. 541). Dies bedeutet aber, daß ein zum Licht gekrümmtes Organ in der nachwirkenden Dunkelperiode Bewegungen zur vorher vorhandenen Lichtquelle hin und von dieser weg durchführen muß.

Aus zwei Gründen scheint uns die Analyse der in dieser Arbeit beschriebenen phototropen Wachstumsschwingungen wenig aussichtsreich: Einmal deswegen, weil sich die rhythmischen Änderungen an einem durch

das Licht polarisierten Organ abspielen. Ist es schon bei der einfachen phototropen Krümmung ungemein schwer, festzustellen, welche Wechselwirkungen zwischen der Licht- und Schattenseite bestehen, so wird das Phänomen entmutigend kompliziert, wenn nun berücksichtigt werden muß, daß diesen Wechselwirkungen zudem ein Rhythmus aufgeprägt ist.

Der zweite Grund ist die schon erwähnte Mitbeteiligung der Schwerkraft, die zwar äußerlich zu den Krümmungen führt wie die einseitige Belichtung, deren Primärwirkungen im Zellgeschehen jedoch als völlig verschieden angenommen werden dürfen.

Es ist darum beabsichtigt, die weitere Analyse nicht an einseitig belichteten Keimlingen durchzuführen, sondern auf den Grundversuch von BLAAUW zurückzugehen.

Eine allseitig gleichmäßige Belichtung verhindert jede Polarisierung, führt daher zu keiner Krümmung und schaltet damit auch jede geotrope Reizung aus.

Wenn wir also dem Keimling durch längere allseitige Belichtung in der folgenden Dunkelpphase eine Schwingung seiner Wachstumsrate aufzwingen und festzustellen suchen, welche stoffwechselphysiologischen Änderungen im gleichen Rhythmus schwingen, so besteht Aussicht, neue Einblicke in die Kausalbeziehungen zwischen Stoffwechsel und Wachstum zu gewinnen und dieses selbst als einen Vorgang zu erfassen, der sich in einem offenen System abspielt.

5. Zusammenfassung

Vorliegende Arbeit hat zum Ziel, das schon seit einigen Jahrzehnten bekannte, in der gegenwärtigen Forschung jedoch kaum beachtete Phänomen auf statistisch gesichertem Wege genauer zu beschreiben, daß einseitig phototrop gereizte Keimlinge in der folgenden Dunkelpphase mehrere Tage lang rhythmische Wachstumsschwingungen vollziehen, durch welche sie sich von der ehemals vorhandenen Lichtquelle wegkrümmen, sich hierauf dieser wieder zuwenden und diesen Wechsel öfter wiederholen.

1. Amplitude und Wellenlänge dieser Schwingungen zeigen eine deutliche Temperaturabhängigkeit.

2. Gekrümmte Keimlinge von *Helianthus* zeigen nach der Dekapitation und danach aufgesetzter Lanolin $\times$ H₂O-Pasta eine Verlangsamung und Erniedrigung der Schwingungsmaxima.

3. Der Ersatz der Kotyledonen mittels Wuchsstofflanolinpasten verschiedener Konzentrationen zeigt, daß die Kotyledonen bei der intakten Pflanze durch Wuchsstoffnachschub die Pendelbewegungen bewirken.

4. Eine wiederholte Aufrichtung in die Vertikallage unterbleibt am Klinostat.

5. Die Erklärung für die Wachstumsschwingungen wird einerseits auf der Basis der BLAAUWsehen Lichtwachstumsreaktion (bzw. als „over-

shoot“ im „offenen System“ der Pflanze), anderseits im Zusammenspiel zwischen photo- und geotroper Krümmung gesehen.

6. Es wird darauf hingewiesen, daß die Analyse der phototropen Wachstumsschwingungen wenig Aussicht auf Erfolg verspricht, da hierbei die lichtbedingte Polarisierung des Gewebes in seinen rhythmischen Änderungen sowie das Zusammenspiel mit dem Geotropismus zu berücksichtigen wären.

7. Daher erscheint es nur aussichtsreich, die rhythmischen Änderungen der BLAAUWSchen Lichtwachstumsreaktion bei allseitiger Beleuchtung als Folge gleichlaufender Schwingungen des Stoffwechsels zu untersuchen und das Wachstum selbst als ein Geschehen aufzufassen, das sich in einem offenen System abspielt.

Literaturverzeichnis

- BERTALANFFY, L. V.: Biophysik des Fließgleichgewichtes. Braunschweig (Fr. Vieweg) 1953.
- BLAAUW, A. H.: Licht und Wachstum. Z. Bot. 7, 465—532 (1915).
- BRAUNER, L.: Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Z. Bot. 14, 497—547 (1922).
- Induktion phototropischer Reaktionen durch ein künstliches Perzeptionsorgan. Experientia 8, 102 (1952).
- BRAY, H. G., and WHITE, K.: Kinetics and Thermodynamics on Biochemistry. London (J. & A. Churchill LTD.) 1957.
- BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Berlin-Göttingen-Heidelberg (J. Springer) 1953.
- BURCKHARDT, H.: Untersuchungen über die Gültigkeit des Reizmengengesetzes für die Lichtkrümmung der *Avena*-Koleoptile. Z. Bot. 18, 273—317 (1926).
- BURTON, A. C.: The Properties of the Steady State compared to those of Equilibrium as shown in Characteristic Biological Behavior. J. cell. and Physiol. 14, 327—349 (1939).
- CLARK, O. L.: Über negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. Z. Bot. 5, 738—770 (1913).
- GRADMANN, H.: Die Überkrümmungsbewegungen etiolierter Keimlinge. Jb. wiss. Bot. 64, 339—357 (1927).
- Über die Gleichartigkeit der Bewegungen von Keimlingen und Ranken. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 44, 30—34 (1926).
- Die Lateralwirkung bei den Windepflanzen. Jb. wiss. Bot. 68, 46—78 (1928).
- Die tropistischen Krümmungen als Auswirkungen eines gestörten Gleichgewichtes. Jb. wiss. Bot. 72, 513—610 (1930).
- WALTER, H.: Wachstumsschwankungen und hydrotrope Krümmungen bei *Phycomyces nitens*. Versuch einer Analyse der Reizerscheinungen. Z. Bot. 13, 673—718 (1921).

Lebenslauf

Ich, Lieselotte Sylvia Hammer, wurde am 5. September 1928 in München als Tochter des städtischen Kassenoberinspektors Hans Hammer und seiner Ehefrau Maria, geb. Haug, geboren.

Von 1935 bis 1940 besuchte ich die Volksschule an der Klosterschule für Mädchen in Dachau. 1940 trat ich in die Oberrealschule für Mädchen an der Luisenstraße in München ein. Im Juli 1949 legte ich dort das Abitur ab und immatrikulierte mich im Wintersemester 1949/50 an der Ludwigs-Maximilians-Universität in München an der Naturwissenschaftlichen Fakultät. Im Sommer 1954 begann ich unter der Leitung von Prof. Dr. F. GESSNER mit den experimentellen Untersuchungen der hier vorgelegten Arbeit.

